Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Zur Kenntniss des Stammbaumes und des Systems der Crustaceen

von

Prof. Dr. **Karl Grobben** in Wien,
c. M. k. Akad.

(Mit 2 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 14. Jänner 1892.)

Immer wieder zieht das vielgestaltige und doch so einheitliche Gebiet der Crustaceen, welches in Fritz Müller's berühmt gewordener Schrift »Für Darwin« (Leipzig 1864) zuerst als Prüfstein für die Richtigkeit der Darwin'schen Lehre diente, zu erneuter Betrachtung in stammesgeschichtlicher Hinsicht an. Einer solchen Betrachtung unterzog ich die Krebsgruppe auf Grund von Ideen, welche ich seit einer Reihe von Jahren verfolge.

Als Ausgangspunkt für meine Überlegungen diente mir die auffällige Thatsache, dass, worüber nur vereinzelt Zweifel[1]

---

[1] So hält A. S. Packard die grossen Phyllopoden für einen hochentwickelten und äusserst specialisirten Zweig des Cladocerenstammes, welcher weiter durch die Ostracoden mit den Copepoden verbunden und auf diese in der Abstammung zurückzuführen ist. (A Monograph of North American Phyllopod Crustacea. United States Geological and Geographical Survey. Washington, 1883, p. 417, 419 und 448.)

Ferner: G. O. Sars (Report on the Phyllocarida collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. Zoology vol. XIX, 1887), welcher die Copepoden als die primitivsten unter den recenten Crustaceen ansieht und von copepodenähnlichen Vorfahren die Branchiopoden ableitet. In gleicher Weise hält M. Hartog (The morphology of Cyclops and the relations of the Copepoda. Transact. of the Linn. Soc. of London, II. ser. Zoology, vol. V, 1888) die Copepoden für einen primitiven Typus und für die Stammform der Crustaceen. Von einer solchen copepodenähnlichen Vorfahrenform leitet Hartog erst in weiterer Linie die Protophyllopoden ab, welche ihrerseits einestheils den Phyllopoden, anderentheils durch die Nebaliiden den Arthrostraken und Thoracostraken den Ursprung gegeben haben.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

geäussert wurden, die unter den lebenden Krebsen den Stammformen am nächsten stehenden und Reste dieser repräsentirenden grossen Phyllopoden, die ich fortan als Euphyllopoden bezeichnen will, durch drei Typen repräsentirt werden, welche, bei aller wesentlichen baulichen Übereinstimmung, in ihrer gesammten äusseren Erscheinung, sowie auch in der speciellen Gestaltung der einzelnen Körpertheile sehr weit von einander differiren. Diese drei Typen sind: *Branchipus*, *Apus* und *Estheria*.

Andererseits fiel mir auf, dass unter den Euphyllopoden *Branchipus* am meisten gewisse Übereinstimmungen mit den Malacostraken aufweise, der Typus von *Apus* in den Copepoden und den mit diesen verwandten Cirripedien zu finden sei, und dass die Ostracoden in mancher Beziehung Charaktere von *Estheria* tragen, von den Cladoceren nicht zu reden, deren nahe verwandtschaftliche Beziehung zu *Estheria* nicht bestritten werden wird.

Dazu kam die Überzeugung, dass die gegenwärtige Zusammenfassung der niederen Crustaceen als *Entomostraca* den *Malacostraca* gegenüber keine natürliche Gruppirung bedeute.

Alle diese Momente führten mich zu der Frage, ob nicht thatsächlich *Branchipus* als Rest der Urphyllopoden-Reihe, welcher die Malacostraken entstammt sind, anzusehen ist, *Apus* einen solchen Rest für Copepoden und Cirripedien, *Estheria* für die Ostracoden, die Cladoceren wohl jedenfalls vorstelle, und ob nicht bei einer Bejahung dieser Frage der Versuch eines natürlicheren Systemes der in der Entomostrakengruppe vereinten Krebse zu begründen wäre.

Bei der Erörterung dieser Frage werden zunächst die drei hervorgehobenen Euphyllopoden-Typen sowie die Eigenthümlichkeiten der verschiedenen Crustaceenordnungen mit einander zu vergleichen sein. Für eine solche Betrachtung genügt es, bloss die ursprünglichsten Formen aus jeder einzelnen Ordnung zum Vergleiche heranzuziehen.

Das Material über den Bau der Crustaceen liegt reichlich vor in einer umfangreichen Literatur, welche in meiner Auseinandersetzung jedoch nicht ausführlich citirt werden soll; es werden hier nur eine Anzahl und zunächst solche Publicationen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

angeführt werden, welche mit Bezug auf meine Anschauungen eine nähere Berücksichtigung erfordern.

Die Euphyllopoden.

Unter den Euphyllopoden erscheint der *Branchipus*-Typus als der ursprünglichste, wenn auch wieder viele Eigenthümlichkeiten desselben als secundär erworbene beurtheilt werden müssen. Unter den ursprünglichen Eigenthümlichkeiten sind anzuführen die langgestreckte Körperform, die flossenartige Ausbildung der am ganzen Rande mit Borsten besetzten Furca, das Sitzen der Augen auf Stielen, die gleichartige Ausbildung und die Gestalt der Thoracalgliedmassen, die Erstreckung des Herzens durch sämmtliche Rumpfsegmente; secundär erscheint dagegen der Mangel einer Schale, welche ursprünglich auch den Stammformen von *Branchipus* zugekommen sein muss; ferner die *Apus* und *Estheria* gegenüber geringere Zahl (20) [1] der Rumpfsegmente, die scharfe Trennung zwischen Thorax- und Abdominalregion, welch' letztere beim ausgebildeten Thiere der Extremitäten entbehrt, die Umwandlung der zweiten Antenne zu einem plattenförmigen Gebilde im weiblichen Geschlechte, zu einem umfangreichen Apparat beim Männchen. Durch den Mangel der Schale, die gestreckte Körperform, die kräftige Entwicklung der Rumpfmusculatur, welche bei der schnellenden Bewegung des Körpers in Action tritt, die nicht sehr grosse Gliederzahl in Thorax und Abdomen charakterisirt sich *Branchipus* unter den Euphyllopoden als die der Schwimmbewegung am besten angepasste Form.

Ziehen wir *Apus* [2] zum Vergleiche mit *Branchipus* heran, so wird bei ersterem als ursprünglicher Charakter die grössere Zahl (33) der Rumpfsegmente zunächst anzuführen sein. Auch erscheint bei *Apus* der Übergang vom Thorax in das gliedmassenlose Abdomen dadurch ein mehr allmäliger, dass die Thoracalbeine nach hinten zu sich continuirlich und sehr auffallend verkleinern. Als eine unter den Euphyllopoden bloss *Apus*

---

[1] Unter den Branchipodiden ist nur bei der Gattung *Polyartemia* eine grössere Zahl von Segmenten (nämlich 22) vorhanden, von denen 19 Gliedmassen tragen.

[2] Die Zahlen beziehen sich auf *Apus cancriformis*.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zukommende Eigenthümlichkeit muss die grosse Zahl (63) von Thoracalgliedmassen hervorgehoben werden: und zwar tragen die elf vorderen Rumpfsegmente je ein Gliedmassenpaar (sie entsprechen den elf fusstragenden Thoracalsegmenten von *Branchipus*), während den nachfolgenden 17 Segmenten eine grössere nach hinten zu sich steigernde Zahl von Gliedmassen zukommt, so dass den beiden letzten gliedmassentragenden Segmenten zusammen 12 Gliedmassenpaare angehören. Ich möchte hier unentschieden lassen, ob es sich in dem hinteren Thoraxabschnitte von *Apus* um eine Verschmelzung mehrerer Segmente zu grösseren Körperringen oder um eine Vermehrung der Gliedmassen innerhalb der Segmente handelt, obgleich ich eher zu der letzteren Auffassung hinneige. Immerhin würde es sich in jedem Falle, ob Zusammenziehung von Segmenten stattgefunden hat oder Vermehrung der Gliedmassen, um ein secundäres Verhältniss handeln.

Ebenso müsste, falls die Beinzahl die wirkliche Anzahl der Körpersegmente bezeichnen würde, die in diesem Falle ungemein reiche Segmentirung des Körpers wohl als secundär beurtheilt werden.

Apus trägt eine kleine schildförmige Schale, welche die vorderen Thoracalsegmente überdeckt und besitzt hierin *Branchipus* gegenüber einen alten Charakter der gemeinsamen Stammform. Die Schale setzt sich bei *Apus* mit ihren Seitenrändern direct in den Vorderrand des Kopfes fort, eine Besonderheit, auf welche später zurückzukommen sein wird. Als von der ursprünglichen Stammform abweichend erscheint die besondere Ausbildung der Thoracalbeine. *Branchipus* gegenüber, wo das Bein blattförmig verbreitert ist, finden wir bei *Apus* mehr schmale gestreckte Form des Stammes und gestreckte steife Gestalt der Enditen, von denen der distalste (sechste) Endit dem Endopodit entspricht.[1] Allerdings betrifft diese gestreckte Gestaltung zu-

[1] Ich vermag der von E. Ray-Lankester (Observations and Reflections on the Appendages and on the Nervous System of *Apus cancriformis*. Quart. Journ. of mikrosk. scienc., vol. XXI, 1881, p. 363) gegebenen Deutung des sechsten Enditen als Exopodit und des fünften als Endopodit nicht beizupflichten, da die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen dafür sprechen, dass der sechste Endit dem Endopodit und die Fächerplatte dem Exopodit entspricht. Vergl.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nächst nur die vorderen Beine, während die hinteren sehr breit sind. Doch zeigen meiner Ansicht nach die vorderen *Apus*-Beine (wenn auch nicht gerade die beiden ersten noch weiter modificirten) die ursprünglichere Form, mit Rücksicht auf die Gestalt der Larvenbeine und auch unter Bezugnahme auf die für die Stammformen anzunehmende Extremitätenform.

Die Furcalanhänge sind bei *Apus* langgestreckt und fadenförmig entwickelt. Als secundärer Charakter muss der gänzliche Verlust oder die weitgehende Rückbildung der zweiten Antenne angesehen werden, deren ursprüngliche Function als Ruderfuss der mit langen Geisseln ausgestattete erste Thoracalfuss übernommen hat. Das Herz erstreckt sich nicht wie bei *Branchipus* durch sämmtliche Rumpfsegmente, sondern ist auf die Vorderhälfte des Rumpfes beschränkt, eine Erscheinung, welche dem ursprünglichen bei *Branchipus* anzutreffenden Verhalten gegenüber als secundäres zu betrachten sein wird. In gleicher Weise wird die Lagenverschiebung des zusammengesetzten Auges bei *Apus* zu beurtheilen sein. Die beiden Augen sitzen nicht auf Stielen, sondern sind, wie ich[1] zeigte, in die Tiefe gerückt und von einer Hautduplicatur überdeckt; zugleich sind sie der Mittellinie stark genähert.

Einen sowohl von *Branchipus* als auch von *Apus* in der Gesammterscheinung sehr abweichenden Typus bildet *Estheria*. Der Körper ist hier gedrungen, seitlich compress, die umfangreiche zweiklappige, durch einen Muskel schliessbare Schale bedeckt denselben sammt dem Kopfe vollständig. Die Zahl der Rumpfsegmente ist *Branchipus* gegenüber eine grössere (bis 28), und die gestreckt blattförmigen Brustbeine treten an allen freien Segmenten sich nach hinten allmälig verjüngend auf. Sehr eigenthümlich erscheint das Hinterleibsende ausgebildet, indem dasselbe ventralwärts gekrümmt und in zwei Blätter gespalten erscheint, welche am Ende mit hakenförmigen Furcalästen

---

C. Claus, Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung von *Branchipus stagnalis* und *Apus cancriformis*. Abhandlungen der königl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, XVIII. Bd., 1873, S. 20.

[1] Vergl. C. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*. Zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Anatomie der Phyllopoden. Arbeiten des zoolog. Institutes zu Wien, Bd. II, 1879, S. 51 u. f.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

bewaffnet sind. Als entschieden alter Charakter hat sich die zweite Antenne in ihrer Gestalt als Ruderfuss erhalten. Das Herz bleibt noch kürzer als bei *Apus* und erstreckt sich bloss durch den vordersten Theil des Körpers. Die beiden zusammengesetzten Augen sind vollständig in der Mittellinie aneinander gestossen; dabei sind sie zugleich wie bei *Apus* in die Tiefe gerückt und von einer Hautduplicatur überwachsen. Während aber bei *Apus* die Augen infolge der seitlichen Ausdehnung des Panzers und der Einbeziehung des Kopfes in dessen Fortsetzung an die Rückenseite gedrängt werden, sehen wir sie bei *Estheria* in dem schmalen Kopfe, über welchen hinweg sich die Schalen hinüberlegen, eingeschlossen. Die eigenthümliche Lage sowie das Zusammenrücken der beiden Augen in der Mittelebene ist verursacht durch die Schalenbildung, wie bereits Dohrn[1] entwickelte. Infolge des Einschlusses des Körpers zwischen den Schalen und der damit verbundenen seitlichen Compression des Körpers wurden die ursprünglichen Augenstiele rückgebildet und die Augen in der Mittellinie zusammengedrängt. Die Undurchsichtigkeit der Schale begünstigte diesen Process. Die Überwachsung der verschmolzenen Augen durch die Haut mag sich als Schutz für das Auge bei der grabenden Lebensweise von *Estheria* entwickelt haben, wie wahrscheinlich auch bei *Apus* dieselbe Ursache mitwirkte. Die Überwachsung und Annäherung der Augen bei *Apus* und *Estheria* dürfte unabhängig in beiden Gruppen entstanden sein.

Als secundärer Charakter aller drei Euphyllopodentypen ist die Rückbildung des Mandibulartasters und Reduction beider Maxillarpaare hervorzuheben.

Die eigenthümliche Ausbildung der Furca, die relative Schwere der Schalen weisen schon darauf hin, dass *Estheria* eine Form ist, welche sich gut auf festem Grunde bewegt, wie sich auch thatsächlich dieses Thier gern in Schlamm einwühlt. Unter den drei typischen Euphyllopodengestalten steht sie in dieser Hinsicht am weitesten von *Branchipus* entfernt, welcher als der beste Schwimmer der Gruppe erscheint. *Apus* hält etwa

---

[1] A. Dohrn, Geschichte des Krebsstammes. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaften, Bd. VI, 1871, S. 149.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

die Mitte ein, er ist guter Schwimmer, hält sich aber auch gern am Grunde auf und wühlt mit seinem Schilde den Schlamm auf.[1]

Die Cladoceren.

Durch eine Betrachtung des Baues der Cladoceren wird sich deren grosse Übereinstimmung mit *Estheria* aufdrängen, während der Vergleich mit *Apus* oder *Branchipus* nicht in derselben Weise durchführbar ist. Vollends aber tritt die weitgehende Ähnlichkeit zwischen den beiden erstgenannten Formen vor Augen, wenn man eine junge *Estheria* aus einer Zeit, wo etwa sechs Brustfüsse zur Ausbildung gekommen sind, zum Vergleiche heranzieht. Ein solches Stadium wurde von Joly[2] dann von Ficker,[3] sowie auch von Claus[4] beschrieben, von letzterem auch zu einem eingehenden Vergleiche mit den Cladoceren im Sinne der engsten Stammesverwandtschaft verwerthet. Eine Berufung auf die vorhandenen Angaben kann hier genügen und ich will nur auf die wichtigsten Übereinstimmungspunkte hinweisen.

Wie bei den Estherien ist auch bei den Cladoceren der Körper seitlich comprimirt. Die Schale ist zweiklappig und überdeckt den ganzen Rumpf jedoch mit Ausschluss des Kopfes, der von der Schale unbedeckt bleibt. Das Furcalende des Abdomens zeigt jene unter den Euphyllopoden nur dem *Estheria*-Typus zukommende Entwicklung; es ist wie dort bauchwärts gekrümmt und an seinem Ende mit nach rückwärts gerichteten Haken ausgestattet. Die Entwicklung der zweiten Antenne als Ruderantenne haben die Cladoceren gleichfalls mit *Estheria* gemeinsam. Ebenso ist der Mangel des Mandibulartasters, sowie die Reduction der beiden Maxillen, von denen bei den Cladoceren

[1] Die Angaben über diese biologischen Verhältnisse verdanke ich Herrn Prof. Brauer. Vergl. auch Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. *Arthropoda,* bearbeitet von A. Gerstaecker. I. *Crustacea.* Erste Hälfte, S. 1049 u. f.

[2] N. Joly, Recherches zoologiques, anatomiques et physiologiques sur l'Isaura cycladoides. Ann. de scienc. natur., IIe série, t. XVII, 1842, p. 325.

[3] G. Ficker, Zur Kenntniss der Entwicklung von *Estheria ticinensis.* Diese Sitzungsber., Bd. 74, 1876.

[4] C. Claus, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien, 1876, S. 101.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

die zweite ganz ausfällt, von den Euphyllopoden, in diesem Falle von *Estheria* vererbt. Die Gestalt der Brustfüsse lässt sich gleichfalls von jener der Estherien ableiten, und die mehr gestreckte Form des Blattfusses ist unter den Cladoceren bei den in allen Merkmalen sich als die ursprünglichsten erweisenden Gattungen wie *Sida* wiederzufinden. Endlich seien die zusammengesetzten Augen angeführt, welche wie bei *Estheria* mit einander in der Medianebene zu einem Doppelauge zusammenstossen und in gleicher Weise wie dort von einer Duplicatur der Haut umschlossen werden, mit dem geringen Unterschiede, dass sich der über dem Auge durch die Überwachsung gebildete Vorraum bei den Cladoceren vollkommen schliesst.[1]

Claus hat auch die beiden Möglichkeiten aufgeführt, dass die Cladoceren von Jugendformen der Estheriden oder von einer mit den Estherien gemeinsamen Stammform abzuleiten sind, ohne jedoch diese Frage weiter zu verfolgen. Die bezügliche Stelle bei Claus lautet: »Es kann für mich keine Frage sein, dass wir dieselben (nämlich die Cladoceren) in eine nähere Beziehung zu den Jugendformen der Estheriden zu bringen, und wenn nicht von diesen, so doch von einer gemeinsamen älteren Stammform abzuleiten haben.»

Ich glaube, dass sich diese Frage mit einiger Sicherheit dahin entscheiden lässt, dass die Cladoceren von Jugendzuständen der Estheriden abzuleiten sind.

Die hiefür vorzubringenden Gründe sind folgende. Vor Allem die geringe Zahl von Körpersegmenten bei den Cladoceren, ein Merkmal, welches nicht als ein ursprüngliches betrachtet werden kann, da reiche Segmentirung des Körpers bei alten Formen von Gliederthieren anzunehmen und in dem vorliegenden Falle dadurch leicht zu erweisen ist, dass die mit der den Cladoceren so nahestehenden *Estheria* verwandten Formen, *Branchipus* und *Apus*, die gleiche Eigenthümlichkeit zeigen.[2] Somit

---

[1] Grobben, a. a. O.

[2] Es braucht wohl nicht besonders bemerkt zu werden, dass die Zahl der Körpersegmente bei den Euphyllopoden meist keine so grosse ist, dass an eine secundäre Vermehrung der Körpersegmente, wofür sich ja Fälle im Thierreiche bieten, gedacht werden müsste. Die grosse Zahl von Gliedmassen bei *Apus* ist meiner Auffassung nach als Vermehrung derselben

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

erscheint die reiche Segmentirung des Körpers von *Estheria* als ein ursprünglicher Zustand und von diesem Gesichtspunkte aus ebenso die verminderte Zahl von Rumpfsegmenten bei den anderen Estheriden, *Limnadia* und *Limnetis* als secundäres Verhältniss. Wenn daher die durch geringere Zahl von Körpersegmenten sich auszeichnenden Estheriden (*Limnadia*, *Limnetis*) und Cladoceren von reicher gegliederten Formen abzuleiten sind, so muss dieser Process so vorgestellt werden, dass Entwicklungsstadien von *Estheria* mit noch geringerer Segmentzahl die Ausgangsform für die aus weniger Segmenten zusammengesetzten übrigen Estheriden und ebenso für die Cladoceren gebildet haben.

Einen weiteren Beweispunkt dafür, dass die relativ schwerfälligen Estherien die Ausgangsformen für die Cladoceren bilden, liefert die eigenthümliche für die Bewegung am Grunde angepasste Gestalt des Furcalendes. Wenn wir die Lebensweise der Cladoceren betrachten, so müssen wir dieselbe als »pelagische« bezeichnen. Die Cladoceren bewegen sich hüpfend im Wasser. Es gibt zwar auch im Schlamme lebende Formen, wie gewisse Lynceiden (*Monospilus*), doch repräsentiren diese keine ursprünglichen Cladoceren. Als solche sind die im klaren Wasser lebenden Sididen anzusehen. Da nun die Furca des Cladocerenkörpers ihrer Gestaltung nach auf eine Lebensweise am Grunde hinweist, wie wir sie thatsächlich bei *Estheria* sehen, so begreifen wir das Vorkommen einer solchen Furca bei den Cladoceren nur dann, wenn wir sie von am Grunde lebenden Formen ableiten.

---

innerhalb des Segmentes zu deuten. Würde die Zahl der Gliedmassen dieser Form aber thatsächlich der Zahl der mit einander zu wenigen grösseren Ringen vereinigten Körpersegmente entsprechen, so wäre bei *Apus* die in diesem Falle zu constatirende grosse Zahl von Rumpfsegmenten als secundär vermehrte zu beurtheilen. Nur nebenbei möchte ich hinzufügen, dass mir die mit der grösseren Zahl der Beine parallel gehende Vermehrung der Bauchganglien bei *Apus* nicht als Beweis dafür gelten kann, in den Körperringen von *Apus* Metamerencomplexe zu sehen.

Aber auch für den Fall, als die Körperringe von *Apus* die Anzahl der Metameren bezeichneten, wäre im Hinblick auf die Erhöhung dieser Zahl bei manchen *Apus*-Arten (so z. B. bei *Apus lucasanus* Pack. auf etwa 45) eine secundäre Vermehrung der Körpersegmente mindestens für die reicher gegliederten Arten in Erwägung zu ziehen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Eine solche Lebensweise pflegt aber auch mit einer ansehnlicheren Grösse und Schwere des Körpers verbunden zu sein; es ergibt sich daraus ein weiterer Grund, die Cladoceren von einer durch solche Merkmale sich auszeichnenden Stammform herzuleiten und sie als der pelagischen Lebensweise angepasste und zufolge dessen auf einem Entwicklungszustande stehen gebliebene Crustaceen des *Estheria*-Typus anzusehen.

Einen dritten Beweispunkt für die Ansicht, dass die Cladoceren von Jugendform von *Estheria* abzuleiten sind, liefert das Verhalten der zusammengesetzten Augen. Auch bei den Cladoceren sind die beiderseitigen zusammengesetzten Augen zu einer Augenkugel vereinigt und von einer Hautduplicatur überwachsen. Wie bereits früher bei Besprechung der Eigenthümlichkeiten des *Estheria*-Typus erörtert wurde, hängt die Aneinanderdrängung und Verwachsung beider Seitenaugen bei *Estheria* mit der starken seitlichen Compression des Kopfes und diese wieder mit der Überdachung des Kopfes durch die Schale zusammen und ist aus derselben Ursache auch die Überwachsung des Doppelauges durch eine Hautduplicatur zu erklären. Wenn sich nun bei den Cladoceren in der Ausbildung des zusammengesetzten Auges Verhältnisse finden, die nur aus einer ursprünglichen Überdachung des Kopfes durch die Schale verstehen lassen, so erscheinen dieselben als ein durch Vererbung fixirtes Merkmal einer Vorfahrenform, deren Schale den Kopf seitlich einschloss, also eine Entwicklung zeigte, wie bei Estheriden.

Aus allen aufgeführten Gründen kann ich mich bloss für die Anschauung entscheiden, dass Jugendformen von Estheriden, bei denen die Schale den Kopf noch frei hervorschauen lässt, die Ausgangsformen für die Entwicklung der Cladoceren waren; die früher hervorgehobenen Eigenthümlichkeiten der Cladoceren lassen sich bei dieser Annahme am besten verstehen. Es muss jedoch noch ein möglicher Einwand berücksichtigt werden. Wenn nämlich die Überwachsung und Verschmelzung der zusammengesetzten Augen bereits bei *Estheria*-Larven eintritt, deren Kopf noch frei aus der Schale hervorsieht, so wird diese Thatsache nur als eine Verschiebung in der Ontogenie, nicht aber als Beweis für die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ansicht betrachtet werden können, dass die Vereinigung und Überwachsung der Augen unabhängig von der Umhüllung des Kopfes durch die Schale entstanden sei, ebensowenig aber als Argument gegen die von mir oben vertretene Auffassung dienen, dass sich die Vereinigung und Überwachsung der Augen in der Phylogenie erst infolge der Bedeckung des Kopfes durch die Schale, somit nach und nicht vor derselben entwickelt habe.

Ich will schliesslich noch die von Balfour[1] geäusserte Ansicht über den Ursprung der Cladoceren anführen, nach wecher »die Cladoceren aus irgend einer *Estheria* ähnlichen Phyllopodenform durch einen Process rückschreitender Metamorphose hervorgegangen sind.«

Da die Cladoceren mit den Estheriden, und zwar zunächst deren Jugendstadien eine so weitgehende bauliche Übereinstimmung besitzen, sind dieselben als ein sehr junger, erst in später Zeit von Estheriden, wie wir sie gegenwärtig in der Lebewelt vertreten sehen, abgezweigter, der pelagischen Lebensweise angepasster Krebsstamm anzusehen. Die gleiche Auffassung von Claus[2] in letzterer Hinsicht leite ich aus dem von diesem Forscher aufgestellten Stammbaum der Entomostraken ab, in welchem für die Cladoceren kein besonderer Zweig dargestellt ist, sondern diese in die Phyllopodengruppe inbegriffen gedacht werden.

Die Ostracoden.

Wenn die Ableitung der Cladoceren von Estherien ohne jede Schwierigkeit gelingt, gilt nicht das Gleiche für jene der Ostracoden. Doch lassen sich auch hier genügende Anhaltspunkte gewinnen, welche die Herleitung der Ostracoden von einer dem *Estheria*-Typus angehörigen Urphyllopodenform zu stützen vermögen.

Bei dieser Betrachtung werden wieder zunächst diejenigen Ostracodenformen heranzuziehen sein, welche als die ursprünglichsten erscheinen, und das sind die Cypridinen.

---

[1] Fr. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsche Ausgabe, I. Bd., 1880, S. 438.

[2] C. Claus, Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. Arbeiten des zoolog. Institutes zu Wien. Bd. VI, 1885, S. 105.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Als erstauffällige Eigenthümlichkeit des Ostracodenkörpers tritt die vollständige Einschliessung des seitlich compressen Körpers von zwei umfangreichen, durch einen Muskel schliessbaren Schalenklappen entgegen. Eine Umschau unter den Euphyllopoden verweist bezüglich der gleichen Schalenentwicklung und der seitlichen Compression des Körpers auf die Estheriden. Die Zahl der Körpersegmente ist bei den Ostracoden eine sehr geringe und wird als Reduction einer reicher segmentirten Stammform gegenüber aus früher schon erörtertem Grund zu beurtheilen sein. Die Ausbildung des hinteren Körperendes als ventralwärts gekrümmte, mit nach hinten gerichteten Haken ausgestattete Furca zeigt die volle Übereinstimmung mit den Estheriden.

Von den Gliedmassen erscheint die erste Antenne als Sinnesantenne, doch ist dieselbe stets den zur Bewegung dienenden Gliedmassen ähnlich gestaltet und verwendet, ein Verhältniss, welches mit Beziehung auf die ursprüngliche Bedeutung der ersten Antenne als Sinnesorgan als secundär betrachtet werden muss. Die zweite Antenne zeigt bei Cypridinen und ebenso bei Halocypriden in einer Modificirung die Form der zweiästigen Schwimmfussantenne, wie sie sich unter den Euphyllopoden im ausgebildeten Zustande bloss bei den Estheriden erhält, und erscheint als das wichtigste Organ der Schwimmbewegung.

Eine grosse Verschiedenheit den Estheriden sowie allen übrigen Euphyllopoden gegenüber weisen in ihrer Gestaltung die Mandibeln und die den beiden Maxillen der Euphyllopoden entsprechenden Gliedmassen der Ostracoden auf. Die Mandibel ist stets mit einem fussförmigen Taster versehen, während dieser bei allen Euphyllopoden zur Zeit der vollen Ausbildung des Körpers fehlt. Was die den beiden Maxillen der Euphyllopoden homologen Extremitäten betrifft, so ist von denselben bei den Ostracoden bloss die erste als Maxille entwickelt, zeigt sich aber der reducirten Maxille der Euphyllopoden gegenüber noch auf die ursprüngliche Gestalt des Phyllopodenbeines zurückführbar. Die der zweiten Maxille der Euphyllopoden homologe Gliedmasse ist bei den Ostracoden »zwar noch mit einem Kieferfortsatz bewaffnet, jedoch vornehmlich zur Locomotion als Bein

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gestaltet«,[1] und erscheint desshalb baulich im Allgemeinen in Übereinstimmung mit den nachfolgenden Gliedmassen. Die Mundesgliedmassen der Ostracoden zeigen somit zweifellos ursprünglichere Gestalt als jene der heute lebenden Euphyllopoden, für welche Rückbildung des Mandibulartasters und Reduction beider Maxillen charakteristisch ist.

Von den zum Vergleiche zu verwendenden Charakteren will ich hier nur noch das zusammengesetzte Auge der Cypridiniden heranziehen, welches sich ausschliesslich in dieser Ostracodenfamilie erhalten hat. Die zusammengesetzten Augen von *Cypridina* behalten ihre ursprüngliche Lage zu den Seiten des Kopfes und sind kurzgestielt. Es tritt somit keine Vereinigung, ebensowenig eine Überwachsung der beiden Augen durch eine Hautduplicatur ein, wie dies bei den Estheriden der Fall ist.

Ein nochmaliger Überblick über die Eigenthümlichkeiten der Cypridiniden zeigt auf der einen Seite Charaktere, welche die Ostracoden mit dem *Estheria*-Typus in Beziehung bringen lassen; so: die Zweiklappigkeit und der Umfang der den ganzen Körper einschliessenden Schale, die ventralwärts gekrümmte Gestalt der Furca und die Schwimmfussantenne. Anderseits aber weisen die Ostracoden viel ursprünglichere Charaktere in den kurzgestielten zusammengesetzten Augen der Cypridiniden sowie in der Ausbildung der Mandibeln und der den Euphyllopoden-Maxillen homologen Extremitäten auf.

Bei Beantwortung der Frage, wie die Eigenthümlichkeiten der Ostracoden sich mit ihrer Abstammung von Estheriden vereinigen lassen, erweist sich die Annahme, dass die Ostracoden wie die Cladoceren von Estheriden mit ihren jetzigen Merkmalen herzuleiten sind, als unmöglich. Mit gutem Grunde dagegen lässt sich annehmen, dass die Ostracoden alten Estheridenformen entstammen, welche noch in ähnlicher Weise wie *Branchipus* gestielte Augen besassen und bei denen weder die Reduction des Mandibulartasters noch jene der beiden Maxillenpaare eingetreten war, sondern die letzteren die ursprüngliche Beinform besassen. Die bezüglichen Eigenthümlichkeiten der heute

---

[1] Vergl. C. Claus, Die Halocypriden des atlantischen Oceans und Mittelmeeres. Wien, 1891, S. 28.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

lebenden Estheriden sind von diesen erst entwickelt worden, nachdem sich die Ostracoden abgezweigt hatten.

Die Auffassung, dass der Seitenast der Ostracoden tief unten vom Phyllopodenstamme sich abgezweigt hat, findet auch in dem von Claus[1] für die Entomostraken aufgestellten Stammbaum Ausdruck. Auf die nahe verwandtschaftliche Beziehung der Ostracoden speciell mit den schalentragenden Phyllopoden wurde gleichfalls mehrfach verwiesen, so von Dohrn,[2] Claus[3] sowie Korschelt und Heider.[4]

Die Frage, ob die Stammformen der Ostracoden einen aus zahlreichen Segmenten aufgebauten Körper besassen, ist von dem schon früher hervorgehobenen Gesichtspunkte aus, dass eine reiche Gliederung des Körpers als phylogenetisch älteres Verhalten auch für die alten Phyllopodenformen anzunehmen ist, zu bejahen. Es handelt sich bei den Ostracoden um eine durch Verlust von Körpersegmenten aus reichgegliederten alten Phyllopoden vom Habitus der Estheriden hervorgegangene Krebsgruppe.

Die Copepoden.

Es gibt keine zweite Crustaceenabtheilung, in welcher die gesammte Ausbildung des Körpers so mannigfaltige Veränderungen entsprechend der verschiedenen Lebensweise erfahren hat. Auf alle diese Modificationen einzugehen, liegt nicht nur ausserhalb der gestellten Aufgabe, sondern würde auch ohne jegliche Förderung für die Beantwortung der gestellten Frage sein. Es kommen hier gleichwie früher bloss die als phylogenetisch ältesten Formen sich erweisenden Copepoden in Betracht, und dies sind die Branchiuren (*Argulus*), und unter den Eucopepoden die Calaniden (unter diesen besitzt *Cetochilus* die ursprünglichsten Charaktere).

---

[1] Claus, Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen, S. 105.

[2] Dohrn, Geschichte des Krebsstammes, S. 133 und 149.

[3] Claus, Untersuchung zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems, S. 97.

[4] E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil. II. Heft. Jena, 1891, S. 500.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Branchiuren sind in morphologischer Hinsicht eine äusserst interessante Gruppe. Die heute lebenden Formen derselben, welche nur durch zwei Gattungen und wenige Arten repräsentirt werden, sind bezüglich ihrer Ernährung Parasiten, haben jedoch die Fähigkeit der freien Ortsveränderung bewahrt. Diesem letztgenannten Umstande ist wohl auch die Erhaltung alter Merkmale zu verdanken.

Dass die Branchiuren den Copepoden zuzuzählen sind und unter diesen eine allen übrigen gegenüberstehende besondere Gruppe vorstellen, ist zuerst von Claus[1] überzeugend dargethan worden. Vor Allem die Umgestaltung der der zweiten Maxille homologen Mundesgliedmasse zu einem Doppelpaar von Maxillarfüssen, wie dieselbe für die Copepoden charakteristisch ist, dann auch die Gestalt der Beine im Larvenstadium mögen hier als wichtige Beweisgründe genügen.

Wir sehen aber bei den Branchiuren auch mehrfach Phyllopodencharaktere, welche sich den Untersuchern stets aufgedrängt haben. Für mich handelt es sich hier jedoch zunächst darum, ob und mit welchen der heute lebenden Euphyllopoden sich die Branchiuren vergleichen lassen. Dass sich die Apodiden und bloss diese zu einem näheren Vergleiche darbieten, wird aus dem Folgenden erhellen.

Als zunächst in die Augen fallende Ähnlichkeit zwischen Arguliden und Apodiden erscheint die schildförmige Entwicklung des Kopfbrustschildes, welcher bei *Argulus* die drei vorderen Thoracalsegmente überdeckt. Dieser Schild setzt sich wie bei *Apus* in den Vorderrand des Kopfes fort. Besonders wenn wir die Ausbildung des Kopfbrustschildes bei den Larven von *Apus* zum Vergleiche heranziehen, drängt sich die weitgehende Übereinstimmung noch mehr auf. Auch Claus ist diese Ähnlichkeit entgegengetreten und in dessen früher angeführter Publication über *Argulus* findet sich im Anschlusse an den Vergleich der Arguliden mit den Siphonostomen diesbezüglich folgende Stelle:[2] »Wollten wir Phyllopoden heran-

[1] C. Claus, Über die Entwicklung, Organisation und systematische Stellung der Arguliden. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. 25, 1875.

[2] Claus, a. eben a. O., S. 4—5.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ziehen, um aus ihnen die Argulidengestalt abzuleiten, so wären wir auf die schildförmigen Apus-Larven beschränkt, deren Mundwerkzeuge die für die Copepoden so charakteristischen Kieferfussbildungen entbehren und im Verein mit den Fussanlagen bereits den Charakter der Phyllopoden tragen. Immerhin wäre dieser Vergleich an sich morphologisch zutreffend, da wir in den schildförmigen Hautausbreitungen der parasitischen Copepoden und jugendlichen Phyllopoden gleichwerthige Bildungen erkennen.« Ich möchte gerade die grosse Ähnlichkeit in der Ausbildung des Kopfbrustschildes mit jenem von *Apus* hier in erster Linie betonen.

Es ist aber noch eine weitere Eigenthümlichkeit hervorzuheben, welche *Argulus* mit *Apus* gemeinsam hat, und das ist der Besitz der zusammengesetzten Seitenaugen, welche wie bei *Apus* in die Tiefe gerückt und von der Haut überdeckt erscheinen. Die von Jurine[1] und Claus beobachtete Kapsel des *Argulus*-Auges habe ich,[2] nachdem ich die Überwachsung des Phyllopodenauges durch eine Integumentduplicatur gefunden, als gleichen Ursprunges gedeutet. Spätere eigene Untersuchungen an allerdings unzulänglichem Materiale haben mir indess die Möglichkeit nahegelegt, dass es sich bei *Argulus* um eine Modification des bei Estheriden, Cladoceren und *Apus* gefundenen Verhältnisses handeln könnte. Nach den Bildern, welche mir vorliegen, wäre es möglich, dass das Auge sich einfach von der Haut ablöst und in die Tiefe rückt. Es schliesst dies jedoch nicht aus, beide Bildungen in Beziehung zu bringen, und als Modificationen eines im Wesentlichen gleichen Processes anzusehen. Das Einsenken und die Überdachung der zusammengesetzten Seitenaugen von *Argulus* halte ich für ein Erbstück von den Apodiden.

Auch die Gestaltung der Brustfüsse von *Argulus* kann mit der besonderen Ausbildung, welche der *Apus*-Fuss zeigt, in Vergleich gebracht werden. Bei *Argulus* sind die in vier Paaren vorhandenen Thoraxfüsse Schwimmfüsse und bestehen aus

---

[1] L. Jurine, Mémoire sur l'Argule foliacé. Ann. de Museum d'hist. nat., t. VII, 1806.

[2] Grobben, Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris,* S. 56

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

einem zweigliedrigen Stammtheil und zwei schmalen Ästen mit vielen gliedartigen Absätzen, so dass das ganze Bein an den Cirripedienfuss erinnert. In Vergleich gebracht mit den Schwimmfüssen der heute lebenden Euphyllopoden erweist sich der *Argulus*-Fuss, wobei auch die Jugendzustände zu berücksichtigen sind, mit seinem gestreckten Stamm und den ebenfalls gestreckten schlanken Ästen am ähnlichsten den Gestaltungsverhältnissen des *Apus*-Beines. Dabei habe ich nicht eine ins Einzelne gehende Übereinstimmung als vielmehr den gemeinsamen allgemeinen Charakter beider Beinformen im Auge. Mir scheint mit Rücksicht auf die übrigen Übereinstimmungen die zuletzt herangezogene nicht bloss eine zufällige zu sein, sondern in naher Verwandtschaft beider Formen begründet zu liegen. Ob das an den beiden vorderen Beinpaaren von *Argulus* auftretende Flagellum nicht einem Epipodialanhang entspricht und somit gleichfalls als Erbstück von den Euphyllopoden ähnlichen Ahnen erscheint, möchte ich hier nicht entscheiden; dasselbe wird von Claus mit dem lancettförmigen Kiemenanhang des Cirripedienfusses verglichen.

In der Ausbildung der Mundtheile von *Argulus* lassen sich keine Anhaltspunkte für stammesgeschichtliche Untersuchungen gewinnen, da zufolge der parasitischen Ernährungsweise diese Extremitäten tiefgreifend verändert sind. Nervensystem und Verdauungsorgane dagegen zeigen wieder Anklänge an die Verhältnisse bei den Euphyllopoden.

So besitzt also *Argulus* in seiner Organisation Eigenthümlichkeiten, welche an *Apus* unter den Phyllopoden erinnern, ferner Copepodencharaktere und endlich Anklänge an Cirripedien. Für meine Betrachtung sind in erster Linie die *Apus*-Charaktere von Bedeutung, auf die übrigen wird später noch zurückzukommen sein.

Unterziehen wir die Charaktere der Eucopepoden mit Bezug auf die gestellte Frage einer Durchsicht, so finden wir beim ersten Anblick grössere Schwierigkeiten.

Die Körpersegmentirung der Eucopepoden ist *Argulus* gegenüber eine reichere. Bei voller Ausbildung aller Segmente, wie sie auch die ursprünglichsten Eucopepoden, die Calaniden zeigen, sind ausser dem Kopfe fünf Thoracalsegmente und fünf

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Abdominalsegmente vorhanden. In dieser Beziehung weisen die Eucopepoden im Vergleich zu den Branchiuren ein ursprünglicheres Verhältniss auf.

Der bei *Argulus* ziemlich umfangreiche Kopfbrustschild dagegen ist bei den Eucopepoden nur äusserst schwach ausgebildet und wohl im Zusammenhange mit der raschen Locomotion dieser pelagisch lebenden Thiere, für die ein grosser Panzer keinesfalls vortheilhaft wäre, rückgebildet. Wenn wir denselben mit den Schalenbildungen der Euphyllopoden vergleichen, gelangen wir bald zu der Ansicht, dass der Kopfbrustschild der Eucopepoden nur auf den Schild von *Apus* bezogen werden kann. Wie bei *Apus* und auch bei *Argulus* setzt sich die Kante der rudimentären seitlichen Kopfbrustschildduplicatur der Eucopepoden in den Vorderrand des Kopfes fort. Im Allgemeinen tritt bei den Nauplius-Larven der Eucopepoden, welche auch in anderer Beziehung Euphyllopodencharaktere zeigen, dieses Verhältniss deutlicher hervor, da überdies auch der Schild des Nauplius zuweilen noch eine breite, flache Gestalt besitzt. Die flache Entwicklung und die erwähnte Art des Anschlusses des Kopfschildes an den Vorderkopf gehört zum *Apus*-Charakter

In der Ausbildung der Kopfextremitäten zeigen die Eucopepoden ursprünglichere Zustände als die Branchiuren. Es werden hier wieder die Calaniden zu berücksichtigen sein. Die erste Antenne ist bei den Calaniden sowie allen freilebenden Copepoden sehr lang und dient zur Locomotion. Ihre im Vergleiche zu ihrer ursprünglichen Entwicklung als Sinnesantenne colossale Ausbildung und Verwendung als Bewegungsorgan ist wie die analoge Entwicklung der ersten Antenne bei den Ostracoden als secundär zu beurtheilen. Die zweite Antenne hat die Form des zweiästigen Schwimmfusses beibehalten, ebenso erhält sich dieser als Taster der Mandibel. Die Maxillen und das aus der Trennung von Aussen- und Innenast der zweiten Maxille hervorgegangene Doppelpaar von Maxillarfüssen zeigen die Gestalt des Phyllopodenbeines. *Apus* gegenüber besitzen die ursprünglichsten Eucopepoden, die Calaniden, mit Rücksicht auf die anzunehmenden Stammformen aller heute lebenden Krebse in der Erhaltung der zweiästigen zweiten Antenne und des Mandibularfusses, sowie der Blattfussform von Maxillen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und Maxillarfüssen ursprünglichere Charaktere; bei *Apus* fehlt ja im ausgebildeten Zustande die zweite Antenne oder ist nur in einem Rest vorhanden, ebenso fehlen die Mandibulartaster und sind die beiden Maxillen reducirt.

Die Brustfüsse der Eucopepoden zeigen die der Gruppe eigenthümliche Ruderfussform, zweigliedrigen Stamm und zwei dreigliedrige gestreckte Äste. Für ihre besondere Gestalt lässt sich unter den Euphyllopoden bei *Apus* ein Anschluss finden. Die besondere ruderfussähnliche Entwicklung der *Apus*-Beine sei hier nochmals betont. Dem Copepodenfusse sind jedoch die Epipodialanhänge durch Rückbildung verloren gegangen; die Gliederung seiner beiden Äste ist wahrscheinlich ursprünglich reicher gewesen, was die Gestalt des *Argulus*-Beines erschliessen lässt. Auch die gestreckte Gestalt der Eucopepodenfurca findet sich bei den Apodiden wieder, und müssen hier die Larvenzustände der letzteren zunächst berücksichtigt werden.

Die zusammengesetzten Seitenaugen bei den ausgewachsenen Eucopepoden sind in der Regel geschwunden, nur bei den Pontelliden[1] in modificirter Form erhalten. Dagegen vermochte ich[2] nachzuweisen, dass in den Nauplius-Stadien von *Cetochilus* (und dasselbe dürfte auch wohl mindestens für die übrigen freilebenden Eucopepoden Geltung haben) umfangreiche Anlagen für das paarige Seitenauge vorhanden sind, dieselben sich jedoch rückbilden, nachdem sie ihre ursprüngliche Verbindung mit der Haut gelöst haben. Es kann somit nach den angeführten Thatsachen kein Zweifel darüber bestehen, dass die Vorfahren der Eucopepoden zusammengesetzte Seitenaugen besassen und dass diese später nur rückgebildet wurden. Die Ablösung der Augenanlagen von der Haut bei *Cetochilus* als Modification mit der Einsenkung des *Apus*-Auges zu vergleichen ist nicht von der Hand weisen, zumal in Hinblick auf die Lage der zusammengesetzten Augen bei den Cirripedienlarven.

Aus dem über die Copepoden Gesagten lässt sich bezüglich ihrer Verwandtschaft mit den Euphyllopoden Nachstehendes

---

[1] Vergl. C. Claus, Das Medianauge der Crustaceen. Arbeit der zoolog. Instituts zu Wien, Bd. 9, 1891, S. 26.

[2] C. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis*. Ebenda, Bd. 3, 1881, S. 20 und 36.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

schliessen. Unter den Copepoden sind zunächst die Branchiuren als diejenigen anzusehen, welche im Allgemeinen phylogenetisch ältere Charaktere bewahrt haben, wenn auch in mancher Hinsicht, so in der Ausbildung der Kopfgliedmassen zufolge der parasitären Ernährungsweise secundär Veränderungen eingetreten sind. Die Branchiuren stellen uns demnach einen Rest einer ursprünglichen Urcopepodengruppe vor. Die isolirte Stellung, welche die Branchiuren in der Copepodengruppe einnehmen, sowie die geringe Zahl von Gattungen (*Argulus* und *Gyropeltis*) und Arten, durch welche diese Thiere in der heutigen Lebewelt vertreten sind, stehen mit einer solchen Auffassung in Einklang. In diesem Sinne hat auch Claus in dem bereits mehrmals erwähnten Stammbaume der Entomostraken die Wurzel des Branchiurenzweiges unten vom Copepodenaste entspringen lassen.

Diese Urcopepodengruppe hatte, nach dem Bau von *Argulus* zu schliessen, den Habitus von *Apus*, sie ist somit meiner Auffassung nach aus jener Urphyllopodenreihe, welche zu den heute lebenden Apodiden führte und bereits den Charakter dieser trug, abzuleiten. Ihre Abzweigung von der Apusreihe erfolgte aber zu einer Zeit, wo die Formen dieser Reihe die zweiästige Schwimmfussantenne, den Mandibularfuss sowie blattfussförmige Maxillen besassen, liegt somit tief unten am Stamme der apodiformen Urphyllopoden. Nach den Eigenthümlichkeiten des Seitenauges bei *Argulus* zu schliessen, war die Einsenkung und Überdeckung der zusammengesetzten Seitenaugen schon diesen Apusvorfahren, von denen die Copepoden entsprangen, eigen. Es braucht auch nicht besonders hervorgehoben zu werden, das auch die Copepoden wie die Ostracoden durch Reduction der Körpersegmente aus einer viel reicher segmentirten Form hervorgegangen sind.

Die Cirripedien.

Eine Betrachtung der ausgebildeten Cirripedien ergibt für die Beantwortung der Frage über ihre Abstammung nur sehr wenige Anhaltspunkte. Es ist dies auch erklärlich aus der ganz exceptionellen Art der Befestigung dieser Thiere mit dem Kopfende und den aus diesen Verhältnissen folgenden Verände-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

rungen in der Ausbildung vieler Organe. Bei den Cirripedien sind es vorwiegend die Entwicklungsstadien, welche das für die Abstammungsfrage nothwendige Beweismaterial bieten.

Unter den Cirripedien sind die Lepadiden (Formen wie *Pollicipes*[1]) als die ursprünglichsten anzusehen. Am Lepadidenorganismus fällt zunächst neben der stielförmigen Ausbildung des Kopfendes die vollständige Umschliessung des Körpers durch eine mantelförmige Schale auf. Die Mundtheile sind kurz, die Mandibeln tasterlos, die beiden Maxillenpaare klein. Von den beiden Antennen ist die zweite ausgefallen, die erste diente zur Anheftung. Die sechs Beinpaare des Thorax sind mit langen vielgliedrigen reichbeborsteten Ästen versehen, das Abdomen erscheint völlig reducirt.

Vor Allem erinnert die mantelförmige Schale an die zweiklappige Schale der Estheriden, und würde eine Ableitung von *Estheria*-ähnlichen Urphyllopoden begründet erscheinen lassen. Doch zeigt eine eingehendere Betrachtung der Entwicklungsstadien, dass eine solche Ableitung nicht durchführbar ist, da sich diese Stadien baulich an die Copepoden und an die Apodiden unter den Euphyllopoden anschliessen.

Es waren Pagenstecher[2] und Claus,[3] welche die weitgehende Übereinstimmung der Entwicklungsstadien der Cirripedien im Bau mit den Copepoden nachwiesen. Der Cirripediennauplius steht dem Copepodennauplius nahe und im sogenannten Cyprisstadium wiederholen die Gestalt der Brustfüsse als Ruderfüsse, sowie die Gliederung des Abdomens und Ausbildung der Furca die Verhältnisse, wie sie sich bei Copepoden finden.

---

[1] Vergl. A. Weithofer, Bemerkungen über eine fossile *Scalpellum*-Art aus dem Schlier von Ottnang und Kremsmünster, sowie über Cirripedien im Allgemeinen. Jahrbuch der k. k. geolog. Reichsanstalt, 1887, 37. Bd., S. 376.

[2] A. Pagenstecher, Untersuchungen über niedere Seethiere aus Cette. IX. Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Lepas pectinata*. Zeitschrift für wissensch. Zoologie, Bd. 13, 1863.

[3] C. Claus, Die Cypris-ähnliche Larve (Puppe) der Cirripedien und ihre Verwandlung in das festsitzende Thier. Schriften der Gesellsch. zur Beförderung der gesammten Naturwiss. zu Marburg. Supplementheft V, 1869, sowie: Untersuchungen zur Erforschung der genealog. Grundlage des Crustaceensystems, S. 79–88.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Da die Ansicht, dass die Cirripedien mit den Copepoden nahe verwandt sind, vollends zutreffend erscheint, muss die Ableitung auch der Cirripedien von Urphyllopoden, welche den Habitus von *Apus* besassen, wie für die Copepoden möglich sein. In der That lassen sich solche Übereinstimmungen mit *Apus* nachweisen; dieselben sind zunächst in den Naupliuszuständen zu suchen. Der Nauplius der Cirripedien stimmt mehr noch als mit dem Copepodennauplius mit dem Phyllopodennauplius und unter diesen mit jenem von *Apus* überein. Ich hebe als *Apus*-Charaktere hervor: schildförmige Verbreiterung der sich direct in den Vorderrand des Kopfes fortsetzenden Schale, ferner das Vorhandensein der zusammengesetzten Seitenaugen, welche wie bei *Apus* unter der Haut liegen. Die Seitenaugen haben sich von der Haut abgelöst und sind in die Tiefe gerückt, sie verhalten sich somit diesbezüglich übereinstimmend mit den Anlagen der Seitenaugen des Eucopepodennauplius (und wahrscheinlich auch von *Argulus*). Wie dort fasse ich bei den Cirripedien die Ablösung der Augen von der Haut und ihre Lageveränderung in die Tiefe als eine Modification des bei *Apus* beobachteten Überwachsungsprocesses des Auges durch die Haut auf. Auch in dem sogenannten Cyprisstadium der Cirripedien behält das zusammengesetzte Auge diese Lagerung bei.

Ist der eben gemachte Vergleich richtig, so wird man erwarten müssen, bei den Arguliden noch mehr Übereinstimmungen mit den Cirripedien als bei den Eucopepoden zu finden. Dies trifft auch vollständig zu. Die paarigen gleichfalls unter der Haut gerückten Seitenaugen von *Argulus* wiederholen die paarigen Augen des Cirripediennauplius. Die Brustfüsse von *Argulus* zeigen Ähnlichkeit mit den Cirripedienbeinen, wie bereits von Claus angegeben wurde, und auch das Flagellum der beiden ersten Thoraxfüsse von *Argulus* dürfte nach Claus[1] mit dem lanzettförmigen Anhang der Cirripedien zu vergleichen sein, dann aber vielleicht doch einem Epipoditen entsprechen. *Argulus* erweist sich somit nicht bloss als eine zwischen den Apodiden und Eucopepoden vermittelnde Form, sondern besizt

---

[1] C. Claus, Über die Entwicklung, Organisation etc. der Arguliden. S. 34.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dieselbe Bedeutung als Vermittler zwischen Cirripedien und Copepoden. In *Argulus* finden wir daher Copepoden-, Cirripedien- und *Apus*-Charaktere gemischt.

Da sich gegen die nahe Verwandtschaft der Cirripedien mit den Copepoden, wie ich glaube, schwer ein Einwand wird erheben lassen, so gelangt nun die Frage zur Beantwortung, wie es sich denn mit der zweiklappigen Cirripedienschale verhält. Die zweiklappige Cirripedienschale ist mit Pagenstecher und Claus[1] als eine besondere Anpassung aus der schildförmigen Schalenanlage, wie sie beim Copepodennauplius auftritt, anzusehen. Dieselbe ist somit aus der flachen Schale hervorgegangen. Bei diesem Umstande bietet die Schalenbildung der Cirripedien noch weniger eine Schwierigkeit ihrer Ableitung von der *Apus*-Schale.

Die Cirripedienschale ist aber nur scheinbar zweiklappig und ihre Ähnlichkeit mit der Ostracodenschale im sogenannten Cyprisstadium nur eine äusserliche. Aus dem Verhalten der Schale in diesem Stadium lässt sich die Übereinstimmung mit der *Apus*-Schale trotz der äusseren Unähnlichkeit noch aufzeigen. Eine genauere Betrachtung der Schale bei der cyprisähnlichen Larve lehrt, dass die Schale nach vorn zu sich direct in den Vorderrand des Kopfes fortsetzt.

So kommt es auch, dass der rechte und linke Schalentheil an der Ventralseite in der Vorderhälfte des Thieres verbunden sind und der Spalt, welcher in die Mantelhöhle führt, erst weit hinten beginnt. Die Schale der Cirripedien ist somit wie bei *Apus* eine in directer Fortsetzung des Vorderrandes des Kopfes sich bloss nach hinten erstreckende einheitliche. Es würde sich daher empfehlen, die Cirripedienschale nicht als zweiklappig zu bezeichnen, sondern für dieselbe ausschliesslich den häufig gebrauchten Terminus »mantelförmig« zu verwenden.

Mit Bezug auf die aus dem Vorhergehenden sich ergebende gemeinsame Abstammung von Copepoden und Cirripedien werden noch die Mundtheile der letzteren ihrer von jenen der Copepoden abweichenden Ausbildung wegen besprochen werden

---

[1] C. Claus, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems, S. 83.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

müssen. Die Mundtheile der bei diesem Vergleiche heranzuziehenden Eucopepoden wie *Cetochilus* zeigen in ihrer Gestaltung ursprüngliche Zustände, was früher bereits erörtert wurde. Bei den Cirripedien dagegen sind die Mandibeln tasterlos, die beiden folgenden Maxillenpaare erscheinen reducirt und in einer Weise ausgebildet, so dass die Ähnlichkeit der Mundwerkzeuge mit jener der Euphyllopoden gewiss eine grosse ist. Es würde sich aus diesem Momente eine entschiedene Schwierigkeit für eine gemeinsame Ableitung der Copepoden und Cirripedien ergeben und für einen gesonderten Ursprung der Cirripedien aus den Urphyllopoden sprechen, wenn diese Ähnlichkeit der Mundtheile aus directer Vererbung zu erklären wäre; dazu käme noch, dass, während für die Urphyllopoden-Stammform der Copepoden der Besitz Tastertragender Mandibeln und blattfussförmiger Maxillen vorauszusetzen ist, die Cirripedien von Stammformen abzuleiten wären, bei denen bereits die für alle heute lebenden Euphyllopoden charakteristische Ausbildung der Mundtheile eingetreten sein müsste. Mit Rücksicht auf die in, wie mir scheint, wichtigeren Merkmalen grosse Übereinstimmung der Cirripedien mit den Copepoden wird die den Mundwerkzeugen der Euphyllopoden ähnliche Entwicklung jener der Cirripedien als eine Anpassung aufzufassen sein, welche selbständig in diesem Seitenzweige aus fussähnlichen Mundwerkzeugen sich hervorgebildet hat.

Die Cirripedien sind somit aller Wahrscheinlichkeit nach mit den Copepoden gemeinsamen Ursprunges aus Urphyllopoden hervorgegangen, wie dies Claus in seinem Entomostraken-Stammbaum auch darstellt, und zwar tief unten von Formen, welche noch keine Reduction der Mundtheile zeigten. Diese Urphyllopoden-Stammform der Copepoden und Cirripedien gehörte, worauf ich hier besonderes Gewicht lege, ihrem Habitus nach der *Apus*-Reihe an. Die in mancher Beziehung sich findende Übereinstimmung der Arguliden mit den Cirripedien lässt die Wurzel ersterer in der Nähe der Gabelung des für Copepoden und Cirripedien gemeinsamen Astes suchen.

Die Zugehörigkeit der Cirripedien und Copepoden zu einem gemeinsamen Stamme ist nicht unbestritten geblieben. So hat

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Balfour[1] die Ansicht vertreten, dass die Cirripedien direct von einer alten zweischaligen Phyllopodenform abzuleiten sind. Die Entwicklung der Schale, ferner der Besitz der paarigen Seitenaugen, sowie die Larvengeschichte der Cirripedien waren für Balfour massgebend. Balfour hält das sogenannte Cypris-Stadium in der Cirripedienentwicklung für ein phyletisches, welches »mehr oder weniger genau eine Vorfahrenform der Cirripedien repräsentirt«, und ist der Ansicht, »dass sowohl die zweiklappige Schale als die zusammengesetzten Augen Vorfahrencharaktere sind«. Auf die Ähnlichkeit der Gestalt der Brustfüsse in diesem Stadium mit Copepodenfüssen legt Balfour kein grosses Gewicht.

Balfour befindet sich in vollem Rechte, wenn er die zusammengesetzten Seitenaugen als Vorfahrencharaktere bezeichnet; dieselben bilden aber für den gemeinsamen Ursprung von Copepoden und Cirripedien keine Schwierigkeit, da die Arguliden das paarige Auge besitzen und auch beim Eucopepodennauplius die Seitenaugen angelegt, später nur rückgebildet werden. Dass dagegen der engere Vergleich der mantelförmigen Cirripedienschale mit den zweiklappigen Schalenbildungen unhaltbar ist, und die Cirripedienschale von einer schildförmigen ableitbar erscheint, wurde bereits früher gezeigt. Es ergibt sich daraus die eigenthümliche Ausbildung der Schale als ein caenogenetischer Charakter der Larven. Und doch ist es diese oberflächliche Übereinstimmung der Schale des sogenannten Cypris-Stadiums mit der Ostracodenschale einzig und allein, welche die Ähnlichkeit dieses Larvenstadiums mit den zweischaligen Krebsformen hervorruft, während die Gestalt der Thoraxfüsse, des Abdomens und seiner Furcalanhänge den Copepodencharakter vollends aufweist und deren Auffassung als phyletische Charaktere nichts entgegensteht. Der Mangel der zweiten Antenne ist aus der Lebensweise der Cirripedien erklärbar und aus der Veränderung des gesammten Thieres zufolge der Befestigung zu verstehen. Bei dieser Gelegenheit will ich noch bemerken, dass der Verlust der zweiten Antenne in der

---

[1] Fr. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsche Übersetzung, I. Bd., 1880, S. 482.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Cirripediengruppe sich selbständig herausgebildet hat und keineswegs mit jenem derselben Gliedmasse bei den heute lebenden Apodiden in genetische Beziehung zu bringen ist.

Die Auffassungen Balfour's theilt auch Fowler,[1] welcher jedoch im Gegensatze zu Balfour die Cirripedien mit den Ostracoden gemeinsamen Ursprunges von Urphyllopodenformen aus hervorgehen lässt, somit noch weiter geht als Balfour, der einen selbständigen Ursprung der Ostracoden vom Hauptstamm der Krebse annimmt.

In Übereinstimmung mit Balfour nehmen auch Korschelt und Heider[2] die Entstehung der Cirripedien aus einer mit zweiklappiger Schale versehenen Urphyllopodenform, und zwar ähnlich jener der Ostracoden an. Korschelt und Heider gehen bei Beurtheilung der Stammform der Cirripedien gleichfalls von der cyprisähnlichen Larve aus. Der Ähnlichkeit in der Ausbildung der Toraxgliedmassen, sowie der Übereinstimmung dieses Larvenstadiums rücksichtlich der Zahl der Körpersegmente mit den Copepoden legen sie keinen entscheidenden Werth bei, da dieselben selbständig erworben sein können. Dagegen wird in erster Linie auf das Vorhandensein der umfangreichen zweiklappigen Schale Gewicht gelegt, dann auch auf den Mangel der typischen Copepodencharaktere (Rückbildung der Seitenaugen und des Rückenschildes, Auflösung der zweiten Maxille in ein Doppelpaar von Maxillarfüssen) bei der sogenannten Cypris-Larve der Cirripedien hingewiesen.

Bezüglich der erstangeführten Punkte kann ich mich auf das früher Gesagte berufen, wobei ich nur hinzufügen möchte, dass auch ich auf die Übereinstimmung in der Zahl der Körpersegmente bei Copepoden einerseits und Cirripedien andererseits, obgleich ich diese Thatsache für beachtenswerth halte, kein besonderes Gewicht bei Beurtheilung der Frage ihrer gemeinsamen Abstammung legen und diese Übereinstimmung als erst in zweiter Linie von Belang erachten möchte.

---

[1] G. H. Fowler, A Remarkable Crustacean Parasite, and its Bearing on the Phylogeny of the Entomostraka. Quart. Journ. of mikrosk. science, vol. XXX, 1890, p. 115—119.

[2] Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil, II. Heft, S. 500—501.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Was aber den hervorgehobenen Mangel der aufgeführten typischen Copepodencharaktere bei der cyprisähnlichen Larve der Cirripedien anbelangt, so erscheint es mir, dass diese Copepodencharaktere in der cyprisähnlichen Larve gar nicht zu erwarten sind. Ein gemeinsamer Ursprung von Copepoden und Cirripedien wird nicht so zu beurtheilen sein, dass die Cirripedien von typischen Copepoden (somit des Eucopepodentypus), sondern von einer beiden Gruppen gemeinsamen Vorfahrenform, der jene typischesten Merkmale der Copepoden noch nicht zukamen, bei welcher somit bezüglich der von Korschelt und Heider mit Recht als in dieser Hinsicht bezeichneten Copepodencharaktere die paarigen Seitenaugen, sowie ein breiter Rückenschild noch vorhanden waren, und die Auflösung der zweiten Maxille zu dem Doppelpaar der Maxillarfüsse noch nicht eingetreten war, die Form der Thoracalfüsse vielleicht mit jener des *Argulus*-Fusses übereinstimmte.

In demselben Grunde findet die von Hoek[1] hervorgehobene vermeintliche Schwierigkeit, dass die für die Ontogenie der Cirripedien so charakteristische cyprisähnliche Larve in der Entwicklung der Copepoden vollständig fehle, ihre Lösung. Die cyprisähnliche Larve der Cirripedien ist eine typische Cirripedienlarve und zu einer Zeit von diesen Krebsen erworben worden, nachdem sich die letzteren von der mit den Copepoden gemeinsamen Stammform getrennt hatten.

Die Malacostraken.

Die Malacostraken bilden eine wohlbegrenzte natürliche Gruppe. In den Leptostraken (*Nebalia*) sind unter denselben uns Reste eines alten Krebstypus erhalten, welcher mit Recht als der Stammform der heute lebenden Malacostraken sehr nahestehend betrachtet werden kann. Andererseits weisen die Leptostraken Eigenthümlichkeiten auf, welche an die Euphyllopoden erinnern.

Als ursprüngliche Charaktere von *Nebalia* sind den übrigen Malacostraken gegenüber die um eins vermehrte Zahl der

---

[1] P. P. C. Hoek, Report on the Cirripedia collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. Zoology. Part, XXV, 1883, p. 17.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Abdominalsegmente, die Erhaltung der Furca, die blattförmige Gestalt der Thoracalbeine, welche ein Gemisch von Schizopoden- und Phyllopodenfuss vorstellen, endlich wohl auch die Gestalt der Schale anzusehen.

Zu den drei letzten Eigenthümlichkeiten, welche als Phyllopodencharaktere zu betrachten sind, wird in gleicher Weise auch das Stielauge zu rechnen sein.

Der Versuch, *Nebalia* mit einem der drei Euphyllopodentypen in näheren Vergleich zu bringen, gestaltet sich schwieriger als bei den übrigen Krebsgruppen. Ein Resultat wird hier zunächst auf dem Wege des Ausschliessens zu erlangen sein.

Ein näherer Vergleich zwischen Estheriden uud *Nebalia*, welcher mit Bezug auf eine gewisse Ähnlichkeit in der Schale begründet schiene, erweist sich bald als unmöglich. Ich bringe hier bloss die den *Estheriden* eigenthümliche Entwicklung des Postabdomens und der Furca in Erinnerung, welches ventralwärts gekrümmt erscheint und mit Krallen endet. Werden die Apodiden heranzogen, so gestatten wieder die schildförmige Ausbildung der Schale sowie der eigenthümliche Habitus der Brustbeine keine Verknüpfung. Es bleibt somit bloss *Branchipus* übrig, mit dem sich die meisten Ähnlichkeiten aufzeigen lassen. Einmal die Ausbildung der Furcaläste, welche bei *Nebalia* jenen von *Branchipus* durch ihre Form und Beborstung längs des ganzen Randes so sehr ähneln, dass sie von Claus [1] als »branchipodiform« bezeichnet worden sind. Dazu kommt als weitere Übereinstimmung das Gestieltsein der Augen, sowie die am ehesten auf die Blattfussform von *Branchipus* beziehbare Gestalt der Thoracalbeine von *Nebalia*, obgleich in diesem Punkte die Ähnlichkeit eine weit geringere ist. Es sind dies aber die einzigen Merkmale, welche sich für eine nähere Verwandtschaft von *Nebalia* mit *Branchipus* verwerthen lassen.

Die Schwierigkeit dieses Vergleiches liegt meines Erachtens in der vielfachen Veränderung, welche der *Branchipus*-Typus seinen wahrscheinlichen Voifahren gegenüber aufweist.

---

[1] C. Claus, Über den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken. Arbeiten aus dem zoolog. Institut zu Wien. Bd. VIII, 1888, S. 128.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Schon die Schalenlosigkeit gibt *Branchipus* ein weit verändertes Aussehen den anderen Typen gegenüber; dieselbe ist wohl aus dem Verlust einer ursprünglich vorhandenen Schale zu erklären. Sie wird vielleicht eine ähnliche Gestalt wie die *Nebalia*-Schale besessen haben; ob ihr auch die Kopfklappe zukam, wird schwer zu beantworten sein. Auch die scharfe Trennung von Thorax und Abdomen bei *Branchipus* erweist sich als secundäres Verhältniss; da die Zahl der Thoracal- und Abdominalsegmente mit jener von *Nebalia,* bei der sich in gleicher Weise Thorax und Abdomen scharf abgrenzen, nicht übereinstimmt, so ist diese Scheidung beider Rumpfregionen als Beweis einer näheren Verwandtschaft zwischen den genannten zwei Formen nicht verwerthbar. *Nebalia* weist in dem Besitze von Gliedmassen an sechs Abdominalsegmenten ursprünglichere Verhältnisse auf als *Branchipus*, dessen Abdomen gliedmassenlos ist. Die besondere Entwicklung der zweiten Antenne, sowie der Mundgliedmassen von *Branchipus* und die Übereinstimmung der letzteren mit jenen der übrigen Euphyllopoden würde, da es sich zweifellos ebenfalls um secundäre Umgestaltungen ursprünglich anders gestalteter Gliedmassen handelt, bei diesem Vergleiche mit *Nebalia*, wo diesbezüglich viel ursprünglichere Verhältnisse anzutreffen sind, nicht schwer in die Wage fallen.

Unter Berücksichtigung aller bezeichneten Umstände wird man bei der Suche einer Anknüpfung von *Nebalia* unter den heute lebenden Euphyllopoden doch immer auf *Branchipus* verwiesen sein. Die Annahme, im *Branchipus*-Typus thatsächlich einen Rest von Urphyllopoden zu erkennen, denen die Malacostraken entstammt sind, wird als sehr viel Wahrscheinlichkeit enthaltend, in einer späteren Betrachtung noch eine Stütze finden.

Auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der verschiedenen Malakostrakengruppen brauche ich nicht weiter einzugehen. Ein Stammbaum, aus welchen die Verwandtschaft der Malacostraken am zutreffendsten hervorgeht, ist von Claus[1] aufgestellt worden, auf den hier verwiesen sein mag. An demselben wäre nur der Ursprung des Seitenastes der Stomato-

---

[1] C. Claus, Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen, S. 104.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

poden etwas höher hinauf zu verlegen, und zwar erst in den Urschizopoden zu suchen, von denen aus sich die Stomatopoden meiner Ansicht nach als gesonderter Seitenzweig entwickelt haben. Vor Allem die von Claus[1] beschriebene jüngste Stomatopodenlarve (*Erichthoidina*) zeigt so vielfache Beziehungen zu den Schizopoden, dass die von mir ausgesprochene Ansicht dadurch begründet erscheint.

Ich möchte jedoch bei dieser Gelegenheit auf eine bisher nicht genügend gewürdigte Eigenthümlichkeit der Stomatopoden allen anderen Malacostraken gegenüber mit Ausschluss der Nebalien hinweisen. Es ist dies die Rostralplatte, welche in verschiedener Form auftritt und mit dem Vorderrande des Cephalothoraxschildes gelenkig verbunden ist. Dieselbe erinnert an die Kopfklappe von *Nebalia*, mit welcher sie wahrscheinlich auch homolog ist. Soweit dies aus den bisher vorliegenden Beobachtungen[2] erschlossen werden kann, wird ihre Entstehung durch Abgliederung vom Vorderrande des Cephalothoraxschildes anzunehmen sein, wie ja auch bei *Nebalia* die Kopfklappe in dieser Weise entsteht. Die Ausbildung der Rostralplatte der Stomatopoden hängt mit der Abgliederung des Vorderkopfes, welcher die Augen und ersten Antennen trägt, zusammen. Immerhin möchte ich sie als Erbstück der *Nebalia* betrachten, welches sich mit einer Eigenthümlichkeit der Kopfbildung erhalten oder aber atavistisch wieder entwickelt hat. Im Falle diese Deutung richtig ist, kann daraus weiter geschlossen werden, dass die Rostralplatte (Kopfklappe) oder mindestens ein entsprechender zum Schutze der Stielaugen entwickelter Fortsatz wahrscheinlich auch der ursprünglichen *Branchipus*-Schale zukam, und dass dieselbe bei den Schizopoden, sowie den von ihnen abstammenden Formen nicht mehr entwickelt wurde, sondern ihr gleichwerthiger Theil in dem Rostrum der Schale zu suchen ist, welches dadurch erhöhtes Interesse in morphologischer Hinsicht gewinnt. Für die Urschizopoden wird der Besitz einer beweglichen Rostralplatte anzu-

---

[1] C. Claus, Die Metamorphose der Squilliden. Abhandlungen der königl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, 16. Bd. 1871, Taf. I, Fig. 1.

[2] Vergl. Claus, a. eben a. O., S. 133 und 142.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nehmen sein. Schliesslich sei noch erwähnt, dass Claus[1] sich gegen eine Homologisirung der Kopfklappe von *Nebalia* mit dem Rostrum der Malakostrakenschale ausgesprochen hat.[2]

Zusammenfassung und Schluss.

Es ist in Voranstehendem der Versuch gemacht worden, die in der Entomostrakengruppe vereinigten Crustaceen, sowie die Malacostraken auf die unter den heute lebenden Euphyllopoden zu unterscheidenden drei Typen: *Branchipus, Apus* und *Estheria* zu beziehen. Bei einem Vergleiche der wesentlichsten Merkmale im verschiedenen Habitus dieser Formen hat sich ergeben, dass die Cladoceren und Ostracoden auf *Estheria*-ähnliche Stammformen bezogen werden können, die Copepoden und Cirripedien eine Zurückführung auf eine *Apus*-ähnliche Stammform gestatten, die Malacostraken wahrscheinlich auf eine Stammform zurückzuführen sind, von welcher uns der *Branchipus*-Typus einen Rest vorstellt.

Dass die drei im Habitus so verschiedenen Euphyllopodentypen als Reste von im Allgemeinen mit diesen übereinstimmenden Stammformen betrachtet werden können, wird auch umgekehrt wieder wahrscheinlich aus der Existenz der Charaktere dieser Typen tragenden Crustaceengruppen in der heutigen Lebewelt. Es stützen sich gegenseitig die beiden Thatsachen: Existenz der drei Euphyllopodentypen *Branchipus, Apus, Estheria*, und Existenz von Crustaceen, welche auf diese Typen beziehbar sind.

Zur Beweisführung für diesen Satz muss ich etwas weiter ausgreifen.

Es ist wie ich glaube zuerst von Hatschek[3] ausgesprochen worden, dass man nur dann, wenn eine Larven- oder Embryonal-

---

[1] Claus, Über den Organismus der Nebaliden etc., S. 39.

[2] Ich kann nicht unangemerkt lassen, dass ich dagegen die Homologisirung der Kopfklappe von *Nebalia* mit dem Rostrum der Copepoden, worauf G. O. Sars (Report on the Phyllocarida collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. The voyage of H. M. S. Challenger, Zoology, vol. XIX, 1887, p. 31) hinweist, mit Claus (a. eben a. O.) nicht für zutreffend halte. Das sogenannte Rostrum der Copepoden hat mit jenem der Malacostraken nichts zu thun und ist ganz unabhängig in der Copepodengruppe entstanden.

[3] B. Hatschek, Lehrbuch der Zoologie. Erste Lieferung, 1888, S. 25—26.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

form höherer Thiere eine grosse Übereinstimmung mit dem entwickelten Zustande niederer Thiere zeigt, mit grosser Wahrscheinlichkeit schliessen könne, dass dieselbe einer ähnlichen Stammform entspreche. So wären wir nicht im Stande mit gleicher Wahrscheinlichkeit zu schliessen, dass die Trochophora-Larve der Anneliden und Mollusken eine alte ähnliche Stammform wiederhole, wenn es nicht heute noch Rotatorien gäbe, welche eine grosse Übereinstimmung mit dem Trochophora-Stadium besitzen.

Aus der Existenz von Entwicklungsstadien, welche wir als phyletische erkennen, ergibt sich der weitere Schluss, dass ähnliche Zustände als geschlechtsreife Thiere nicht nur lange Zeit hindurch, sondern offenbar auch in grosser Verbreitung gelebt haben müssen. Die Ansicht von einer ehemals grossen Verbreitung einer derartigen Form wird wieder gestützt durch das Heraufreichen von mit solchen Entwicklungszuständen im Bau übereinstimmenden Thiertypen bis in die gegenwärtige Zeit.

Aus der Anwendung dieser Sätze lässt sich eine weitere Stütze für die von mir bezüglich der Abstammung der Crustaceen entwickelten Ansichten gewinnen.

Wenn wir in der heutigen Lebewelt drei im Habitus auffällig verschiedene Euphyllopodentypen haben und alle übrigen heute lebenden Krebse gewisse Übereinstimmungen mit diesen drei Typen zeigen, so hat dadurch meiner Ansicht nach nicht nur die Auffassung an Wahrscheinlichkeit gewonnen, dass diese drei Euphyllopodentypen Reste ehedem sehr verbreiteter Crustaceen repräsentiren, sondern auch die, dass die übrigen heute lebenden Krebse auf solche drei Typen zu beziehen sind. In specieller Anwendung dieses Schlusses auf den *Branchipus*-Typus schöpfe ich aus der Erhaltung dieses Typus und der hohen Entwicklung des Malacostrakentypus einen weiteren Beweis dafür, dass die, wenn auch nur geringen speciellen Übereinstimmungen zwischen beiden Typen sich im Sinne einer näheren Verwandtschaft verwerthen lassen und demnach die Malacostraken auf den *Branchipus*-Typus beziehbar sind.

Soweit es möglich ist, habe ich die von mir gehegte Ansicht zu begründen gesucht, dass sich die Ostracoden und Cladoceren auf den *Estheria*-Typus der Euphyllopoden,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

die Copepoden und Cirripedien auf den *Apus*-Typus, die Malacostraken auf den *Branchipus*-Typus zurückführen lassen, und die heute lebenden Krebse von drei diesen Typen entsprechenden Stammformen abzuleiten sind. Der folgende Stammbaum, welcher sonst mit dem von Claus aufgestellten im Wesentlichen übereinstimmt, gibt diese Auffassung übersichtlich wieder.

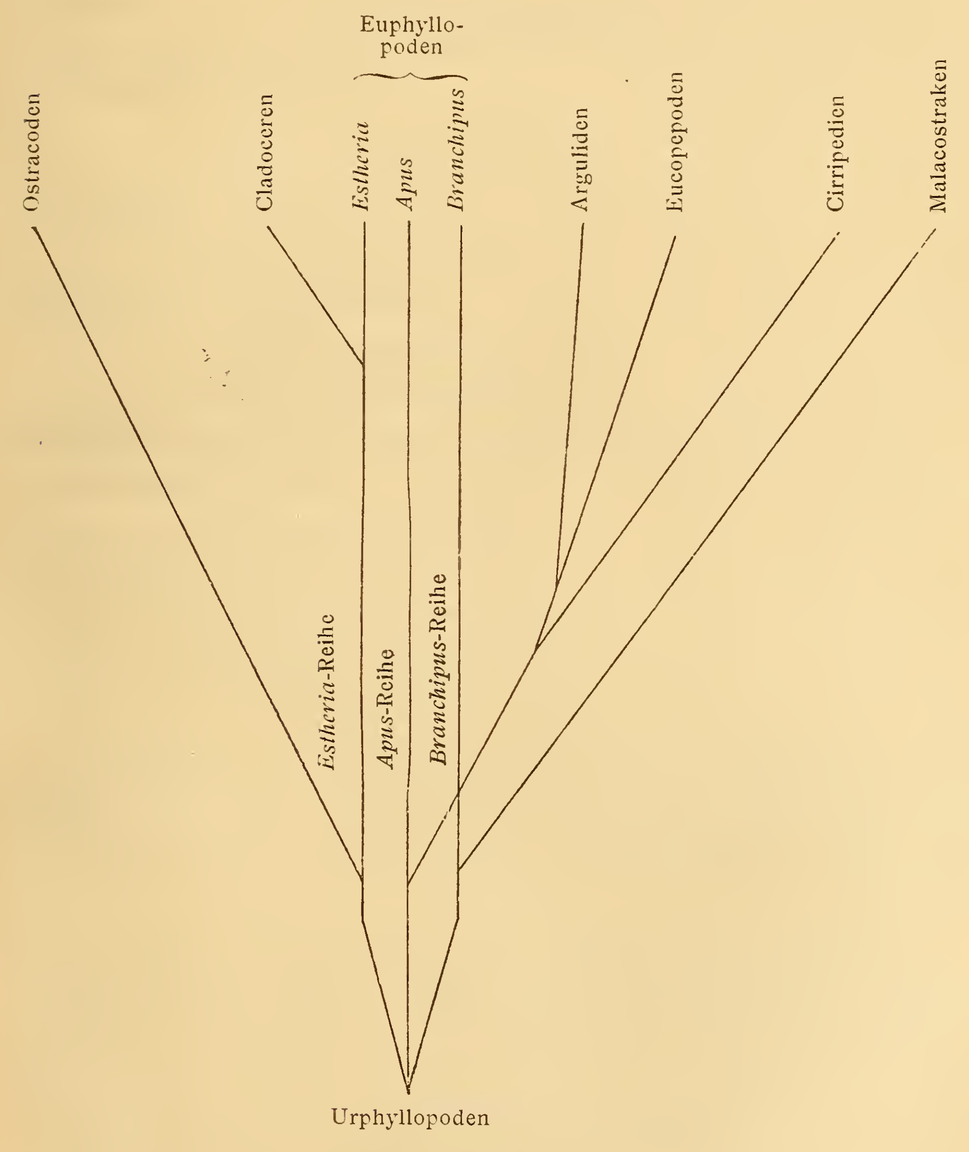


Fig. 1.

Aus diesem Stammbaume ist ersichtlich, dass die *Branchipus*-Reihe einer grossen Krebsgruppe, den Malacostraken, n alter Zeit den Ursprung gegeben hat, dass auf die *Apus*-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Reihe gleichfalls eine grosse Gruppe, die Copepoden und Cirripedien umfassend, zurückzuführen ist, und dass endlich auch die *Estheria*-Reihe einem solchen Stamm, den Ostracoden, in alter Zeit Ursprung gegeben, dass aber diese Reihe in jüngerer Zeit nochmals den Seitenzweig der Cladoceren geliefert hat.[1] Damit, dass der Cladocerenstamm erst in jüngerer Zeit entstanden ist, steht in weiterer Übereinstimmung die Existenz einer zu den Cladoceren hinführenden vermittelnden Reihe von verschiedenen Estheridengattungen (*Limnadia*, *Limnetis*), während alle übrigen Crustaceengruppen von den heute lebenden Euphyllopoden scharf getrennt erscheinen.

Nach diesen Auffassungen lässt sich ein natürliches System der in der Entomostrakengruppe vereinigten Krebse aufstellen, womit sich auch eine Änderung im System der Crustaceen überhaupt ergibt. Die Gruppe der *Entomostraca* ist aufzulösen und eine Anzahl von Gruppen aus derselben zu bilden, welche als den *Malacostraca* gleichwerthig zu beurtheilen sind. Einmal bilden die Euphyllopoden zusammen mit den Cladoceren eine solche natürliche Abtheilung; die Ostracoden sind als eine zweite besondere gleichwerthige, aus dem *Estheria*-Typus hervorgegangene Gruppe anzusehen. Die Copepoden und Cirripedien lassen sich in eine dritte Gruppe zusammenfassen, welche als *Apodiformes* bezeichnet werden möge. Dementsprechend können die Ostracoden als *Estheriaeformes* bezeichnet werden, in welche Gruppe jedoch die Cladoceren wegen ihres gesonderten Ursprunges von der *Estheria*-Reihe nicht aufgenommen werden können; die Cladoceren müssen mit den Euphyllopoden vereinigt bleiben, da sie sich von

---

[1] Es dürfte am besten an dieser Stelle nachstehende Äusserung Dohrn's (Geschichte des Krebsstammes, S. 132) angeführt werden, da aus derselben entnommen werden kann, dass Dohrn sich die Frage, wie sich die heute lebenden Euphyllopodentypen zu den übrigen Krebsgruppen in stammesgeschichtlicher Hinsicht verhalten, vorgelegt hat. Die betreffende Stelle lautet: »Wie es nun auch mit Gigantostraken und Trilobiten stehen mag, jedenfalls bleibt doch die Ordnung der Phyllopoden der Mutterschoss aller übrigen heute lebenden Krebsgestalten. Freilich führt uns kein Weg in eine der übrigen Ordnungen durch *Apus*, keiner durch Branchipus, aber sowohl von *Nebalia* als von den Schaltträgern aus haben wir mächtige Formenreihen in ihrem Entwicklungsgange zu verfolgen.«

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Estheriden des recenten Typus herleiten. Eine vierte grosse, auf die *Branchipus*-Reihe zurückführbare natürliche Gruppe bilden die *Malacostraca*. In den früher gewählten Bezeichnungen conformer Weise könnte diese Gruppe auch *Branchipodiformes* genannt werden.

Das System der Crustaceen würde sich somit folgendermassen gestalten:

Classe: **Crustacea.**

I. Subclasse: *Phyllopoda.*
- 1. Ordnung: *Euphyllopoda.*
- 2. Ordnung: *Cladocera.*

II. Subclasse: *Estheriaeformes.*
- Ordnung: *Ostracoda.*

III. Subclasse: *Apodiformes.*
- 1. Ordnung: *Copepoda.*
- 2. Ordnung: *Cirripedia.*

IV. Subclasse: *Malacostraca (Branchipodiformes).*
- I. *Leptostraca.*
  - Ordnung: *Nebaliadae.*
- II. *Eumalacostraca.*
  - 1. Ordnung: *Stomatopoda.*
  - 2. Ordnung: *Thoracostraca.*
  - 3. Ordnung: *Arthrostraca.*

In ähnlicher Weise hat bereits Balfour[1] die Krebse in eine Anzahl von Gruppen gebracht und als gleichwerthig die folgenden Abtheilungen unterschieden: I. *Branchiopoda.* II. *Malacostraca.* III. *Copepoda.* IV. *Cirripedia.* V. *Ostracoda.* Obgleich die leitenden Gesichtspunkte der Abstammung für die Aufstellung dieser Gruppen auch bei Balfour in gleicher Weise massgebend erscheinen, sind sie von den meinen insofern verschieden, als eine Zurückführung dieser Gruppen auf die drei Phyllopodentypen nicht in Rücksicht gezogen ist.

Bezüglich der Untertheilung der *Malacostraca* bemerke ich, dass die *Arthrostraca* und *Thoracostraca* die von Claus unterschiedenen Gruppen vorstellen, mit dem Unterschiede,

---

[1] Balfour, a. a. O., S. 434, Anmerkung 1.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dass ich dieselben als Ordnungen aufführe. Die Trennung der Stomatopoden als besondere den Arthrostraken und Thoracostraken gleichwerthige Gruppe scheint mir in dem grossen Unterschiede, welchen diese Krebse den anderen Thoracostraken, mit denen sie vereinigt wurden, gegenüber zeigen, begründet. Sie entspricht der Annahme ihres getrennten Ursprunges aus Urschizopoden, wie früher bereits von mir auseinandergesetzt wurde. In etwas anderer Weise beurtheilt Claus[1] den grossen Abstand der Stomatopoden von den übrigen Thoracostraken und Arthrostraken, indem er die Stomatopoden sogar gesondert aus Urmalacostraken ableitet. Die Übereinstimmung der Stomatopoden mit Thorakostraken und Arthrostraken in der Ausbildung des Telsons, der Zahl der Abdominalsegmente, sowie die grosse Übereinstimmung der jüngsten bekannten *Erichthoidina*-Larve mit den Schizopoden bestimmt mich, die Stomatopoden mit den beiden genannten zwei Gruppen als *Eumalacostraca* zusammenzufassen und sie alle von Urschizopoden abzuleiten, dagegen die mit Claus als Reste von *Urmalacostraken* zu betrachtenden *Leptostraca* in Gegensatz zu den *Eumalacostraca* zu stellen. Die Leptostraken erweisen sich durch die Erhaltung der branchipodiformen Furca, die grössere Zahl der Abdominalsegmente, die eigenthümliche Form der Thoraxfüsse, sowie der Schale als viel ursprünglicher wie alle übrigen Malacostraken. Um meiner Ansicht über die Verwandtschaftsverhältnisse der Stomatopoden klaren Ausdruck zu geben, sei hier der Stammbaum des Malacostraken beigefügt, dessen sonstige Übereinstimmung mit dem von Claus aufgestellten aus einem Vergleich beider erhellen wird (Vergl. Fig. 2).

Bezüglich der Euphyllopoden ist jedoch noch eine Schwierigkeit zu erledigen. Wenn die von mir hier niedergelegten Ansichten richtig sind und in den heute lebenden Crustaceen die Nachkommen von drei im Habitus verschiedenen Urphyllopoden zu sehen sind, welche sich in den drei Typen *Branchipus*, *Apus* und *Estheria* wiederfinden, wie ist es zu verstehen, dass bei diesen drei Repräsentanten alter Ahnenformen, welche jedenfalls seit langer Zeit in drei im Habitus verschiedenen Formen-

[1] Claus, Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen, S. 96 und 104.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

reihen getrennt nebeneinander existirten, die Rückbildung des Mandibulartasters und die Reduction beider Maxillen in gleicher Weise zu finden ist? Dass die eigenthümliche Entwicklung der Mundtheile bei den heute lebenden Euphyllopoden eine secundäre ist, wird nicht bezweifelt werden, ebenso wenig wie die Annahme, dass die alten Stammformen Manditulartaster und

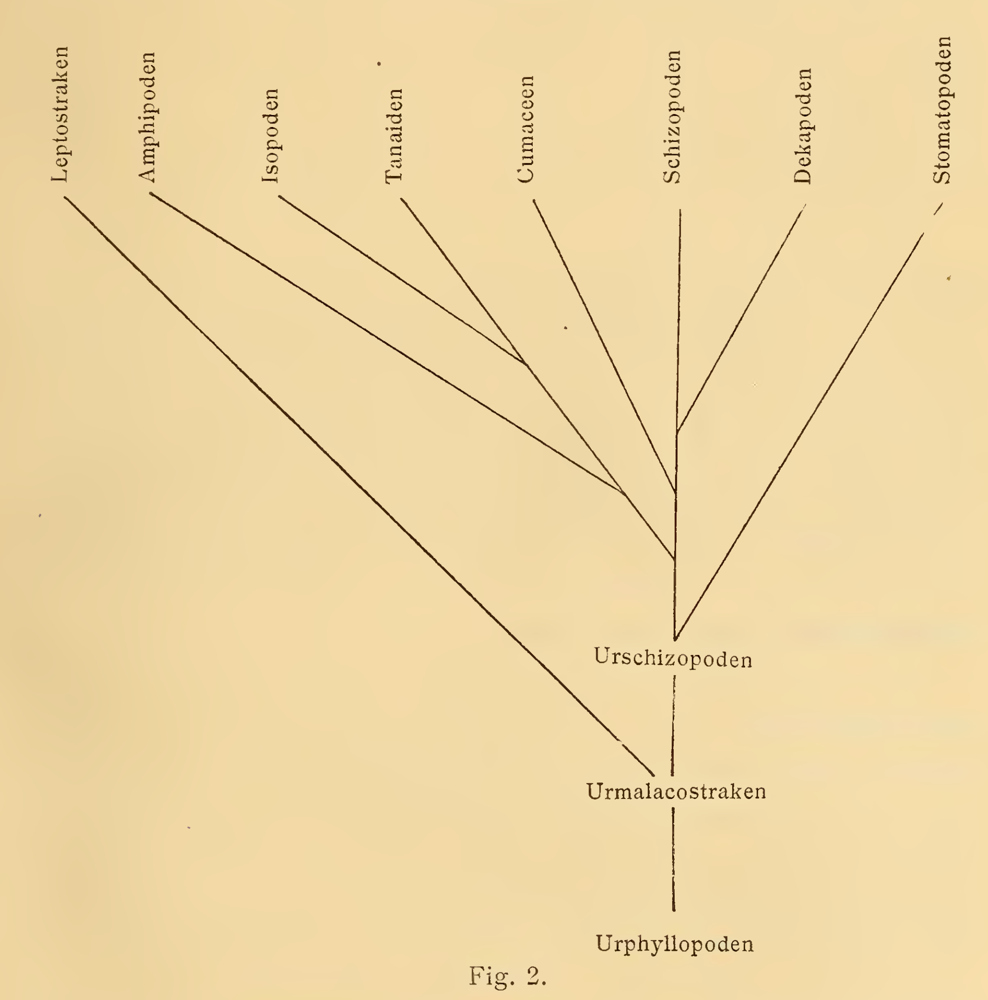


Fig. 2.

blattfussähnliche Maxillen besassen, wie sich aus der Existenz solcher Mundtheile bei den Ostracoden, Copepoden und Malacostraken ergibt.

Ich glaube, dass die Rückbildung des Mandibulartasters, sowie die Verkleinerung der Maxillen in der *Branchipus-*, *Apus-* und *Estheria*-Reihe der Euphyllopoden selbständig erfolgt und als Convergenzerscheinung zu erklären ist. Diese Convergenz findet eine weitere Erklärung in der Abstammung der genannten drei Reihen von einer gemeinsamen Urform, in welcher eine

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gleiche Entwicklungsrichtung diesbezüglich vorhanden war. Rückbildung des Mandibulartasters sehen wir übrigens oft eintreten, so unter den Copepoden bei Cyclopiden, dann bei den Cirripedien, welche letztere auch verkleinerte Maxillen besitzen.

Soweit ein Beweis gegeben werden kann, habe ich denselben zu geben versucht, um die Ansicht zu begründen, dass die drei heute existirenden Euphyllopodentypen, welche ihrem Habitus nach so weit von einander abweichen, Reste von drei alten Urphyllopodenreihen sind, auf welche sich die übrigen heute lebenden Krebse zurückführen lassen. Die Veränderungen im System sind nur die Consequenz aus diesen Anschauungen.

Dass vieles Bekannte bei der Beweisführung wiederholt wurde, wird dieser Betrachtung nicht zum Vorwurfe dienen können, da es sich hauptsächlich um neue Combination bekannter Thatsachen handelt. Auch wird die Nichtberücksichtigung vieler Organsysteme nicht getadelt werden können, weil viele derselben keine Anhaltspunkte für meine Beweisführung liefern. Es konnten selbstverständlich bloss diejenigen Organe herangezogen werden, bei denen sich genügende Verschiedenheiten in der Ausbildung mit Bezug auf ihre Ähnlichkeit zu den drei Euphyllopodentypen ausprägen.

Ein Rückblick auf die angestellten Betrachtungen und die ausgesprochenen Ansichten wird Manches als durch weitere Beobachtung zu begründen erscheinen lassen. Man unterschätze indess nicht die Schwierigkeit einer Beweisführung bei Behandlung einer Frage, wo zuweilen schon wenig ausgesprochene Andeutungen alter Eigenthümlichkeiten von Belang sein müssen. Diese Schwierigkeit aber wird nicht den Versuch einer Klärung unterdrücken dürfen. Der Umstand, dass sich doch überall Gründe aufzeigen lassen, wird diese Betrachtung für zulässig, der, dass jeder Versuch einer Klärung gemacht werden soll, für gerechtfertigt erscheinen lassen.
